第 43 卷 第 3 期
2000 年 8 月

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

Vol.43，No.3
Aug.，2000

文章编号：0454-6296（2000）03-0242-06

蚂蚁捷径返巢及其朝向机制的研究

徐智敏，沈钧贤
（中国科学院生物物理研究所，视觉信息加工研究开放实验室，北京 100101）

摘要：定量研究了铺道蚁 *Tetramorium caespitum* 的载物返巢行为。实验证明这种蚂蚁在获得食物后，并不重复搜寻食物期间所走过的迂回路线，而是沿着近似直线的新路径迅速回巢。太阳及天空偏振光模式能用作它们返巢的提示，非偏振光源也能指引蚂蚁成功地捷径返巢。这些结果表明有高级社会性结构的铺道蚁通过脑以光导航。

关键词：铺道蚁；返巢；视觉；路径整合
中图分类号：Q967 **文献标识码**：A

返巢对于社会性动物的生存具有重要意义。蚂蚁和蜜蜂一样，都是以巢穴为中心的社会性昆虫。工蚁出出进进巢穴，搜寻并衔回散布在周围的食物。在搜寻期间，工蚁与其巢穴的空间位置失去联系。因此，它们必定采取某些导航措施，方能回巢重新群居在一起。

关于蚂蚁返巢能力，曾有详尽研究[1]。有些蚂蚁，如收获蚁 *Pogonomyrmex badius* 在沿路释放腺体分泌物（信息素）作为“领航提示”，为后来的蚂蚁指路[2,3]。因这样的化学痕迹不包含外出还是返回的方向信息，所以还需其它提示（如视觉地标）才能判断出返巢的方向。von Frisch[4]发现昆虫能感知天空偏振光并利用偏振光模式定向。Wehner 等[5,6]研究沙漠蚁 *Cataglyphis bicolor* 与 *C. fortis* 的返巢行为时，发现它们有“捷径”返巢能力，且认为太阳及天空偏振光罗盘是导航的唯一参照系。至今还很少报道其它属蚂蚁是否也有类似行为。

本研究以具有高度社会性结构的铺道蚁 *Tetramorium caespitum* 为实验对象，定量分析了在不同光照条件（阳光与室内非偏振光）下，这种蚂蚁捕获食物后的返巢运动，以期探索它们返巢行为的机理。部分结果已发表[7]。

1 材料与方法

1.1 实验昆虫

铺道蚁是小型群居蚁，取食新鲜或死的节肢动物和其它食物，在土中营巢[8]。野外实验选用两穴铺道蚁。室内短程实验时，将蚁巢连土一起移到透明有机玻璃箱（35 cm×50 cm×25 cm）中，分箱饲养。室温为 20～22℃。蜂蜜、鸡蛋白和虫体混合物作为蚁食。

基金项目：国家自然科学基金项目（39470203，39770209）；美国 Hankes 基金资助项目
收稿日期：1999-09-23；修订日期：1999-12-14

1.2　野外实验

对照组实验：在阳光下，用贴有坐标纸的长方木板（55 cm×30 cm）作活动场地。放食物的小卡片置于木板远端的中央，离巢穴洞口距离约 40 cm。位移组实验：在自然地面上，当携带食物的蚂蚁开始返巢时，将蚂蚁连带放食物的卡片一起侧向移动约 40 cm 远，观测其返巢活动。

1.3　室内实验

蚁箱箱底的大部分（30 cm×30 cm）为试验场，用铅笔画上 0.5 cm×0.5 cm 网格。在箱边中央放置载有食物的小卡片，离巢穴约 25 cm。对照组实验：将蚁箱放在窗台上，受阳光照射；非偏振光照实验：将蚁箱放在暗室，用 15 W 钨丝灯照明，离箱底中央的高度为 50 cm。实验开始前，清洁试验场，除去可能留下的信息素痕迹，并用黑塑料板遮蔽巢穴附近的地标。

1.4　运动记录与路径分析

野外实验时，用铅笔将蚂蚁行走路线描画在坐标纸上。这样的描画并不影响蚂蚁返巢活动。室内实验时，凭视觉描绘蚂蚁行走路径。每隔 10 s 在路径图上作一时标记号，以计算蚂蚁返巢运动速度。

采用三种方法分析蚂蚁返巢路径：1）直线指数 d[9]：返巢起点至巢穴之间的直线距离（D）与实际行走路径长度（W）之比，$d = D/W$；2）归一化行走矢量 $\boldsymbol{R}$[9]：矢量模 $\boldsymbol{R}$ 与方向角 β，表示返巢行为的总体特征。0°代表蚂蚁径直朝向巢穴行走，180°表示背离巢穴行走；3）极坐标朝向特征图[10]：表示返巢行程的全方位特征，其质心表示工蚁的巢穴指向程度。

2　结果

2.1　野外实验

2.1.1　阳光下蚂蚁的返巢行为：阳光下工蚁离巢后沿着迂回、曲折的路线搜索行走，最后到达食物源位置。一旦获得食物，单个工蚁立刻转身，径直地朝向巢穴，跨越新的地段迅跑，即“捷径”返巢，运动速度约 0.8 cm/s~1.7 cm/s，为搜索行走时的 2~4 倍。它们不循着搜寻时的路线返巢，表明搜索沿途可能释放的外信息素没有用于载物工蚁的返巢。图 1（a）表示载物工蚁返巢路径的直线指数 d 分布图：d 值介于 0.84~0.99，均值（d_m）$=0.94 \pm 0.03$（Mean ± SD，$n=48$）。d 值愈接近 1，意味着工蚁返巢行走的路线愈接近于直线。

如遮挡阳光，返巢中的工蚁即刻迷失方向，开始缓慢迂回行走。这时蚂蚁行走直线指数 d 值介于 0.18~0.32，均值（d_m）$=0.24 \pm 0.04$（$n=16$），显著低于阳光下直线指数 d 值（$t=71.15$，$df=62$，$P<0.001$）。光照一旦恢复，工蚁又径直地朝巢穴方向运动。这清楚地表明工蚁无定向行走的唯一因素是阳光被遮挡。

图 2（a，b）表示阳光下对照组工蚁的归一化行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 分布：行走矢量模 $\boldsymbol{R}$ 介于 0.86~0.99，均值（R_m）$=0.96 \pm 0.031$（$n=48$）；方向角 β 介于 $-14.5° \sim 15.6°$，均值（β_m）$=-0.9° \pm 7.1°$（$n=48$）。行走矢量模 $\boldsymbol{R}$ 值愈大（≈1），方向角 β 愈接近 0°，表明载物工蚁的返巢路径愈近似直线。

随机选取五条返巢路径作代表，计算蚂蚁的极坐标朝向特征图。图 3（a）表示对照组工

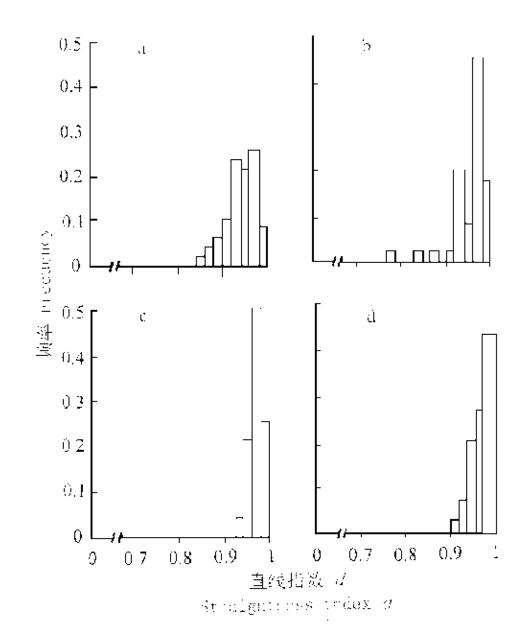


图 1　铺道蚁返巢路径的直线指数 d 值分布

Fig. 1　The index of straightness of homeward routes in the ant, *T*. *caespitum*

a. 野外阳光组 In the outdoor sunshine; b. 野外位移组 Displacement group in the sunshine; c. 箱内阳光组 Within a box in the sunshine; d. 箱内非偏振光照组 Within a box under a non-polarized lighting

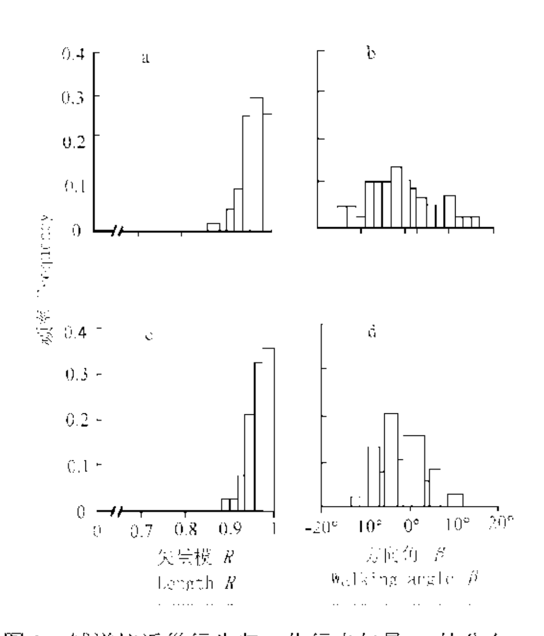


图 2　铺道蚁返巢行为归一化行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 的分布

Fig. 2　Homing behaviour in terms of the normalized homing vector $\boldsymbol{R}$ in *T*. *caespitum*

a, b. 野外阳光组行走矢量模 $\boldsymbol{R}$(a)和方向角 β(b)　The length $\boldsymbol{R}$(a) and walking angle β(b) of homing vector $\boldsymbol{R}$ in the outdoor under sunshine; c, d. 野外位移组行走矢量模 $\boldsymbol{R}$(c)和方向角 β(d)　The length $\boldsymbol{R}$ (c) and walking angle β(d) of homing vector $\boldsymbol{R}$ for the displacement group under sunshine

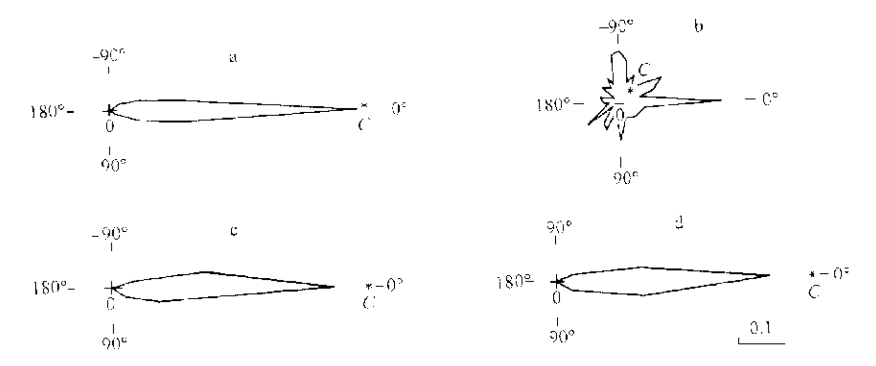


图 3　铺道蚁返巢路径的极坐标朝向特征

Fig. 3　Normalized polar orientation diagrams of homing routes in *T*. *caespitum*

a. 野外阳光组　In the outdoor sunshine; b. 野外遮阳组　Under the outdoor sunblind; c. 箱内阳光组　Within a box in the sunshine; d. 箱内非偏振光照组　Within a box under a non-polarized lighting

* 质心 C 放大 4 倍的位置　Coordinates of the centroid × 4 to make the centroid more visible

蚁的朝向特征：行走方位角分布在 $-30°\sim30°$，其中以 0°最为集中；质心距 = 0.14，方位角 = 0.27°。这表明对照组工蚁有明显的指向巢穴特性。遮阳条件下工蚁返巢的极坐标朝向特征图(图 3:b)表明:行走方位角分布很散,基本上无优选方向;质心距 = 0.0073,方位角 = $-32.5°$,

即遮阳条件下工蚁的指向巢穴特性很差。

2.1.2　阳光下蚂蚁被位移后的返巢行为：在阳光下，被位移后的载物工蚁沿位移前的返巢方向，朝记忆中的巢穴位置行走，当走过的距离相当于位移前返巢应走的距离时，就在“虚巢”附近停下。不过，行走路径基本上与原先的返巢路径相平行。图 1（b）表示位移后载物工蚁从释放点到“虚巢”行走路径的直线指数 d 分布。d 值介于 0.82～0.98，均值（d_m）= 0.95 ± 0.045（$n=40$），这与阳光下对照组工蚁的 d 值没有明显差异（$t=1.21$，$df=86$，$P>0.2$）。

图 2（c，d）表示位移后工蚁的归一化返“虚巢”行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 分布：矢量模 $\boldsymbol{R}$ 介于 0.87～0.99，均值（R_m）$=0.97 \pm 0.025$（$n=40$）；方向角 β 介于 $-12.0°$～$9.9°$，均值（β_m）$= -1.7° \pm 4.8°$（$n=40$）。t-检验表明：阳光下位移组载物工蚁归一化返“虚巢”行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 与野外对照组返巢行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 之间无显著性差异（矢量模 $\boldsymbol{R}$ 的 $t=1.31$，$df=86$，$P>0.1$；方向角 β 的 $t=0.6$，$df=86$，$P>0.5$）。

位移实验结果表明，蚂蚁依据对搜索路径的整合得出的返巢矢量，在位移后完成返“虚巢”任务。

2.2　室内实验

2.2.1　阳光下箱内蚂蚁的返巢：阳光下蚁箱内载物工蚁返巢的平均速度 =（0.9 ± 0.11）cm/s。图 1（c）表示返巢路径的直线指数 d 分布：d 值介于 0.93～0.99，均值（d_m）$=0.97 \pm 0.014$（$n=28$）。由于在蚁箱内工蚁的返巢路程较短，所以 d 值比野外阳光对照组好些（$t=4.7$，$df=74$，$P<0.001$）。图 4（a，b）表示阳光下箱内工蚁归一化行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 的分布：矢量模 $\boldsymbol{R}$ 介于 0.93 与 0.99 之间，均值（R_m）$=0.97 \pm 0.018$（$n=28$）；方向角 β 介于 $-7.3°$～$4.8°$，均值（β_m）$= -1.4° \pm 2.9°$（$n=28$）。t-检验表明，阳光下箱内工蚁返巢行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 与野外阳光对照组行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 之间有显著差异（$t=2.02$，$df=74$，$P<0.05$）；但方向角 β 之间没有显著差异（$t=0.35$，$df=74$，$P>0.7$）。因此，箱内载物工蚁捷径返巢行为的总体特征比野外实验组好些。

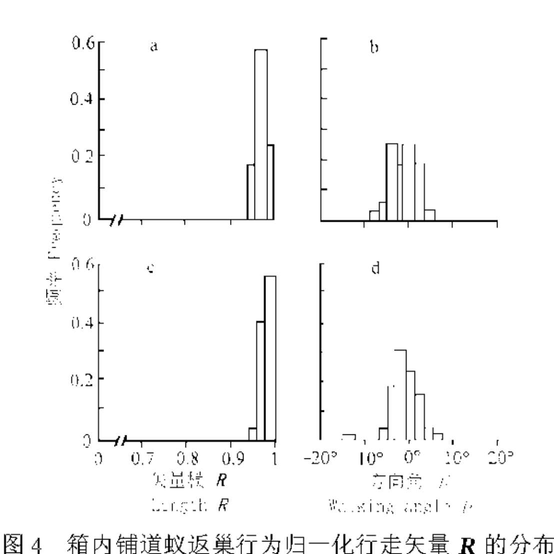


图 4　箱内铺道蚁返巢行为归一化行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 的分布

Fig. 4　Homing behaviour in terms of the normalized homing vector $\boldsymbol{R}$ in *T. caespitum* within a box

a，b. 箱内阳光组行走矢量模 $\boldsymbol{R}$（a）和方向角 β（b）The length $\boldsymbol{R}$（a）and walking angle β（b）of homing vector $\boldsymbol{R}$ in the sunshine；c，d. 箱内非偏振光照组行走矢量模 $\boldsymbol{R}$（c）和方向角 β（d）The length $\boldsymbol{R}$（c）and walking angle β（d）of homing vector $\boldsymbol{R}$ under a non-polarized lighting

图 3（c）为阳光下箱内载物工蚁返巢路径的极坐标朝向特征图，显然有较高的指向巢穴特性。质心计算表明：质心距为 0.14，方位角为 0.4°，说明阳光下载物工蚁的捷径返巢行为相当好。

2.2.2　非偏振光照实验：在暗室内，用单个 15 W 钨丝灯作非偏振光源为蚁箱

照明，观测铺道蚁返巢行为。这时，载物工蚁的返巢运动速度较慢，平均速度 =（0.4 ± 0.14）cm/s。图 1（d）表示非偏振光照下箱内载物工蚁返巢路径的直线指数 d 分布：d 值介于 0.94～0.98，均值（d_m）= 0.97 ± 0.02（n = 44）。与阳光下蚁箱内工蚁的直线指数相比较，没有显著性差异（t = 0.46，df = 70，P > 0.6）。这表明用非偏振光照明，箱内载物工蚁同样有很好的捷径返巢行为。

图 4（c，d）表示工蚁归一化返巢行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 的分布：矢量模 $\boldsymbol{R}$ 介于 0.94～0.99，均值（R_m）= 0.98 ± 0.01（n = 44）；方向角 β 介于 −13.5°～5.1°，均值（β_m）= −1.3° ± 3.3°（n = 44）。与阳光下蚁箱内工蚁的归一化返巢行走矢量 $\boldsymbol{R}$ 相比，没有显著差异（矢量模：t = 1.21，df = 70，P > 0.2；方向角 β：t = 0.13，df = 70，P > 0.8）。图 3（d）表示非偏振光照工蚁返巢路径的极坐标朝向特征图，与阳光下箱内载物工蚁的极坐标朝向特征图基本上一样：质心距为 0.14，方位角为 0.004°。这说明在非偏振光源照明条件下，载物工蚁的返巢行为仍有很好的指向巢穴特性。

3 讨论

返巢是动物的高级空间行为。许多科学家一直假定有些蚂蚁是聪明的，而其它则是社会性的，两者从未同时存在过。绝大多数研究人员认为具有复杂社会性结构的蚂蚁，像大机器的齿轮，没有神经能力进行奇妙的导航，而是靠跟踪化学信息素的间接线索找到返巢之路。但社会性较弱的沙漠蚁 *Cataglyphus* 利用太阳发现方向。我们的实验证实了单独活动的载物铺道蚁在阳光或非偏振光照条件下，均不重复离巢搜寻食物期间所走过的曲折路径返回，而是选取新路，径直地朝向巢穴快速返回。返巢路径的直线指数 d 值普遍高于 0.9，而搜索期的直线指数值很低，约为 0.2。这表明工蚁搜索期间虽有可能沿途散布信息素，但载物返巢时这些化学痕迹并没有起提示作用；而光照所致的视觉导航对其捷径返巢起着决定性作用。

无论在野外或实验箱内，只要有阳光照射，载物工蚁就能快速地捷径返巢；而一旦遮蔽阳光，载物工蚁即刻行走缓慢、失去明确的返巢方向；恢复阳光照射，载物工蚁的捷径返巢行为又继续出现。这清楚地表明：太阳及天空偏振光模式是蚂蚁捷径返巢运动必需的；而遮蔽阳光，意味着失去了罗盘，蚂蚁只能是无规则行走。这与沙漠蚁的返巢行为相似[5,6]。

野外位移组实验表明：在返航起点处移动载物工蚁，随后的返巢还是按照既定的返巢矢量，即沿着位移前指向巢穴的方向行走一段距离，长度与位移前到巢的距离相当。工蚁到达巢的虚假位置时，蚂蚁的路径整合系统置零。接着，转为一般的搜索，以找寻真巢的入口。因此，工蚁的路径整合（path integration）或时空推算系统（dead reckoning），能够为自己提供连续更新的、与离巢起点相连的返巢矢量，并凭着这样的运算，以光照作罗盘，指引自己迅速返回巢穴。

值得指出的是，暗室内非偏振光照下载物工蚁仍然显示相当完美的捷径返巢行为。这一现象区别于沙漠蚁。实验观测表明，沙漠蚁无论载物或不载物，它们头的朝向始终保持不变[11]。行进中的蚂蚁利用复眼的最高背缘区（视网膜的 POL 区）旋转地扫视天空，将天空光模式所提供的罗盘信息从空间域转换到时间域，以感知行进的方位、路程与时间[12,13]。若没有天空偏振光模式，沙漠蚁就不可能捷径返巢。而铺道蚁则不同，无论是天空偏振光还是

非偏振光照，在搜索食物或载物返巢期间，均未发现它们用复眼旋转地扫视天空或非偏振光源。因此，可以看出在导航提示的本质及有关信息的中枢处理方面，这两种蚂蚁之间存在一定的差异：对铺道蚁来说，非偏振光照是可以替代太阳与天空偏振光模式在蚂蚁捷径返巢行为中起导航作用的。我们认为，非偏振光源的空间方位实际上也能为蚂蚁返巢提供罗盘信息。至于蚂蚁的感觉与神经系统怎样获得并加工这些空间信息，控制运动等，尚有待实验研究。

参 考 文 献 （References）

[1] Hölldobler B，Wilson E O. The Ants. Cambridge，Massachusetts：Harvard University Press，1990
[2] Hölldobler B，Wilson E O. Recruitment trails in the harvester ant，*Pogonomyrmex badius*. Psyche，1970，77：365～399
[3] Hölldobler B. Homing in the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. Science，1971，171：1 149～1 151
[4] von Frisch K. Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen. Experientia，1950，6：210～212
[5] Wehner R. Astronomischer Kompass bei duftspurlegenden Ameisen（*Messor*）. Jb. Akad. Wiss. Lit. Mainz，1981，81：112～116
[6] Wehner R，Michel B，Antonsen P. Visual navigation in insects：Coupling of egocentric and geocentric information. J. Exp. Biol.，1996，199：129～140
[7] Shen J X，Xu Z M，Hankes E. Direct homing behaviour in the ant *Tetramorium caespitum*（Formicidae，Myrmicinae）. Anim. Behav.，1998，55：1 443～1 450
[8] 吴　坚，王常禄. 中国蚂蚁. 北京：中国林业出版社，1995. 82～83
[9] Batschelet E. Circular Statistics in Biology. London：Academic Press，1981
[10] 沈钧贤，关　力. 螽斯（*Deracantha onos*）的趋声性与定位精度. 生物物理学报，1986，2：252～256
[11] Wehner R. Himmelsnavigation bei Insekten. Neurophysiologie und Verhalten. Neujahrsbl. Naturforsch. Ges. Zürich，1982，184：1～132
[12] Wehner R. Neurobiology of polarization vision. Trends Neurosci.，1989，12：353～359
[13] Wehner R. The hymenopteran skylight compass：matched filtering and parallel coding. J. Exp. Biol.，1989，146：63～85

A study on direct homing and underlying orientation mechanism in the ant *Tetramorium caespitum*

XU Zhi-min，SHEN Jun-xian

（Laboratory for Visual Information Processing，Institute of Biophysics，the Chinese Academy of Sciences，Beijing 100101，China）

Abstract: Homing behaviour in the ant，*Tetramorium caespitum*，with food was quantitatively studied. We demonstrate that after obtaining food the ant workers are able to rapidly return to their nest along a new，'bee-line' route and are not bound to retrace their outward tortuous routes during foraging. The sun and polarized skylight pattern can be used as a cue for homing，and a non-polarized lighting can guide the ant home directly as well. The results suggest that *T. caespitum* with an advanced social structure uses the brain to navigate by the light.

Key words: *Tetramorium caespitum*；homing；vision；path-integration